Die Klimatypen des holomiktischen Sees und ihre Bedeutung für zoogeographische Fragen

Von HEINZ LÖFFLER, Wien

Mit 1 Textabbildung und 1 Beilage

(Vorgelegt in der Sitzung am 12. Dezember 1957)

Einleitung.

Mit zoogeographischen Problemen im Rahmen der Limnologie haben sich zahlreiche Autoren beschäftigt, wobei zunächst vor allem die historische Betrachtungsweise im Vordergrund stand und besonders für die ausbreitungsökologisch ungünstig gestellten Tiergruppen und Arten wertvolle Ergebnisse geliefert hat. Sie sind u. a. im umfangreichen Werk THIENEMANNS (1950) zusammengefaßt. Durch die von NAUMANN (1918, 1919, 1932) und THIENEMANN (1914, 1920, 1928, 1931 u. a.) begründete Seetypenlehre wurden dann vor allem für die „temperierten" Seen neue ökologische Gesichtspunkte eingeführt, die sowohl quantitativ (Trophiegrad) als auch qualitativ (Unterschiede der Besiedlung) ausgerichtet waren und hier besonders für die Verbreitung der Chironomiden von Bedeutung gewesen sind. Mehrere Autoren versuchten, die Verbreitungstypen auch anderer Süßwasserorganismen mit dem Trophie- und Produktionssystem in Beziehung zu setzen (u. a. JÄRNEFELT, RAWSON, THUNMARK). Es hat sich aber im Verlauf der zahlreichen Untersuchungen gezeigt, daß sowohl durch den Umfang der Biomasse („standing crop") als auch der Produktion, wenigstens was die Konsumenten anbelangt, fast ausschließlich quantitative Ergebnisse geliefert werden, wenngleich manche dieser Konsumenten auch für z. B. die Produktion indikatorischen Wert besitzen können (vor allem einzelne Rotatorien). So ist die Produktion für den überwiegenden Teil des Zooplanktons kaum ausschlaggebend, wenn die Verbreitung der einzelnen Arten diskutiert werden soll, und auch das Ausmaß der Biomasse zeitigt hier keine wesentlichen Resultate.

Es war nun naheliegend, die nach dem Leitgedanken von HUTCHINSON definierten thermischen Typen des holomiktischen Sees für eine Reihe von zoogeographischen Fragen heranzuziehen und die Leistungsfähigkeit dieses Einteilungsprinzipes vor allem für das ausbreitungsökologisch begünstigte Zooplankton heranzuziehen, das infolge seiner transportablen Dauerstadien oder auch reifen Individuen selbst seine klimatischen Ansprüche viel großräumiger zu verwirklichen vermag, als etwa nur innerhalb des Mediums sich verbreitende Arten. Besonders, wo auch hier die Verbreitung vielfach mit paläographischen Fakten erklärt wurde, schien einmal eine klimatisch-ökologische Betrachtungsweise versprechend. Trotzdem die Verbreitungsdaten der einzelnen hier behandelten Arten noch immer vielfach in zu geringer Zahl vorliegen, lassen sich doch, wie hier gezeigt werden kann, eine Reihe von Ergebnissen ableiten, die einen solchen Versuch zu rechtfertigen scheinen. Nicht nur vielfach unhaltbare Landbrücken- (für Süßwassertiere!) und Relikttheorien zu entkräften, sondern auch eine allgemeine geographische Verteilung vor allem innerhalb des Zooplanktons sichtbar zu machen, sollte dabei Zweck dieser Studie sein. Es braucht nicht besonders betont zu werden, daß der Zeitpunkt für eine abschließende Beurteilung der zoogeographischen Probleme, auch nur des Zooplanktons etwa, noch lange nicht gekommen ist, besonders wo eine quantitative Untersuchung der passiven Verbreitung noch gar nicht in Angriff genommen wurde.

In dieser Arbeit wurden vor allem die wertvollen Ergebnisse RUTTNERS (1952) mitverwertet, durch Studien in Südamerika lernte ich ein umfangreiches Material dieses Kontinents aus eigener Anschauung kennen, das mit Anlaß war, diesen Versuch zu unternehmen. Mein besonderer Dank gehört Herrn Professor G. E. HUTCHINSON (Yale University), dessen wertvolle Anregungen einen Gutteil dieser Arbeit bilden und dem ich auch die Gelegenheit zu einer Reise in den USA verdanke, die für diese Studie von großem Wert gewesen ist. Zu großem Dank bin ich auch Herrn Professor W. KÜHNELT verpflichtet, dessen zoogeographische Vorlesung für diese Arbeit ausschlaggebend war, ferner Herrn Prof. V. BREHM, dessen umfangreiche Erfahrungen für mich hier unentbehrlich sind, und schließlich habe ich durch Herrn Prof. J. L. BROOKS (Yale University) noch eine Reihe wichtiger Daten erhalten, für die ich dem Genannten meinen Dank aussprechen möchte.

Die Großklimate der Erde produzieren in den holomiktischen Seen einen jeweils verschiedenen und eigentümlichen Temperaturgang. Dies wurde frühzeitig erkannt und hat FOREL (1901) veranlaßt, eine Einteilung in „polare“, „temperierte“ und „tropische“

Seen vorzunehmen, wobei erstere während des Sommers nicht über 4°C, der max. Dichte chemisch reinen Wassers, temperierte Seen zweimal im Frühjahr und Herbst, tropische Seen endlich stets über 4°C während des Winters bzw. während Abkühlungsperioden zirkulieren. Der polare See wurde später von Yoshimura von einem subpolaren See, der auch über 4°C aber ohne Ausbildung einer Stabilität zirkuliert, unterschieden und ebenso der „subtropische" als Gewässer mit deutlicher Temperaturschichtung von dem thermisch kaum, aber sehr stabil geschichteten „tropischen" See abgetrennt. Später zeigte es sich, daß solche „subtropischen" Seen auch noch jenseits 50° nördl. Breite (Westschottland, Britisch Kolumbien) bestehen, ebenso, daß tropische Seen sich außerordentlich verschieden verhalten können, indem sie nur selten, regelmäßig oder aber fast ständig zirkulieren können. In einer Studie (Hutchinson und Löffler) wurde daher vorgeschlagen, statt der vielfach irreführenden geographischen Bezeichnungen die Anzahl der Vollzirkulationen zu einer Einteilung heranzuziehen. Die polaren und subpolaren Seen werden demnach kalt monomiktisch (Seen, die stets unter 4°C zirkulieren, sind bisher nur durch zwei Beispiele aus Kanada und Grönland bekannt und mehr durch morphologische als klimatische Faktoren bestimmt), die temperierten Seen dimiktisch, die subtropischen Seen warm monomiktisch bezeichnet. Innerhalb der Tropen sind dann selten zirkulierende Seen oligomiktisch, regelmäßig Abkühlungen unterworfene Seen mit häufigen Vollzirkulationen warm polymiktisch (Löffler 1957) und tropische Hochgebirgsseen (Löffler, im Druck) als fast ständig zirkulierende und stets wenig stabil geschichtete Gewässer kalt polymiktisch. Infolge der niedrigen Temperatur und der geringen Temperaturschichtung kommt in tropischen Hochgebirgsseen fast überhaupt keine Stabilität zustande.

Ein Versuch, die Beziehung dieser thermischen Typen zu den Großklimaten der Erde darzustellen (Löffler 1957) führt dabei unter Hinzuziehung des Köppenschen Klimasystems und der Arbeit Trolls (1943) zu folgender Übersicht:

Außertropisches Gebiet:

kalt monomiktisch:	E-Klima (außertropisch),
dimiktisch:	D-Klima, C-Klima mit kontinentalem Einfluß,
warm monomiktisch:	C-Klima (sommertrocken oder mit starker Ozeanität).

Tropisches Gebiet:

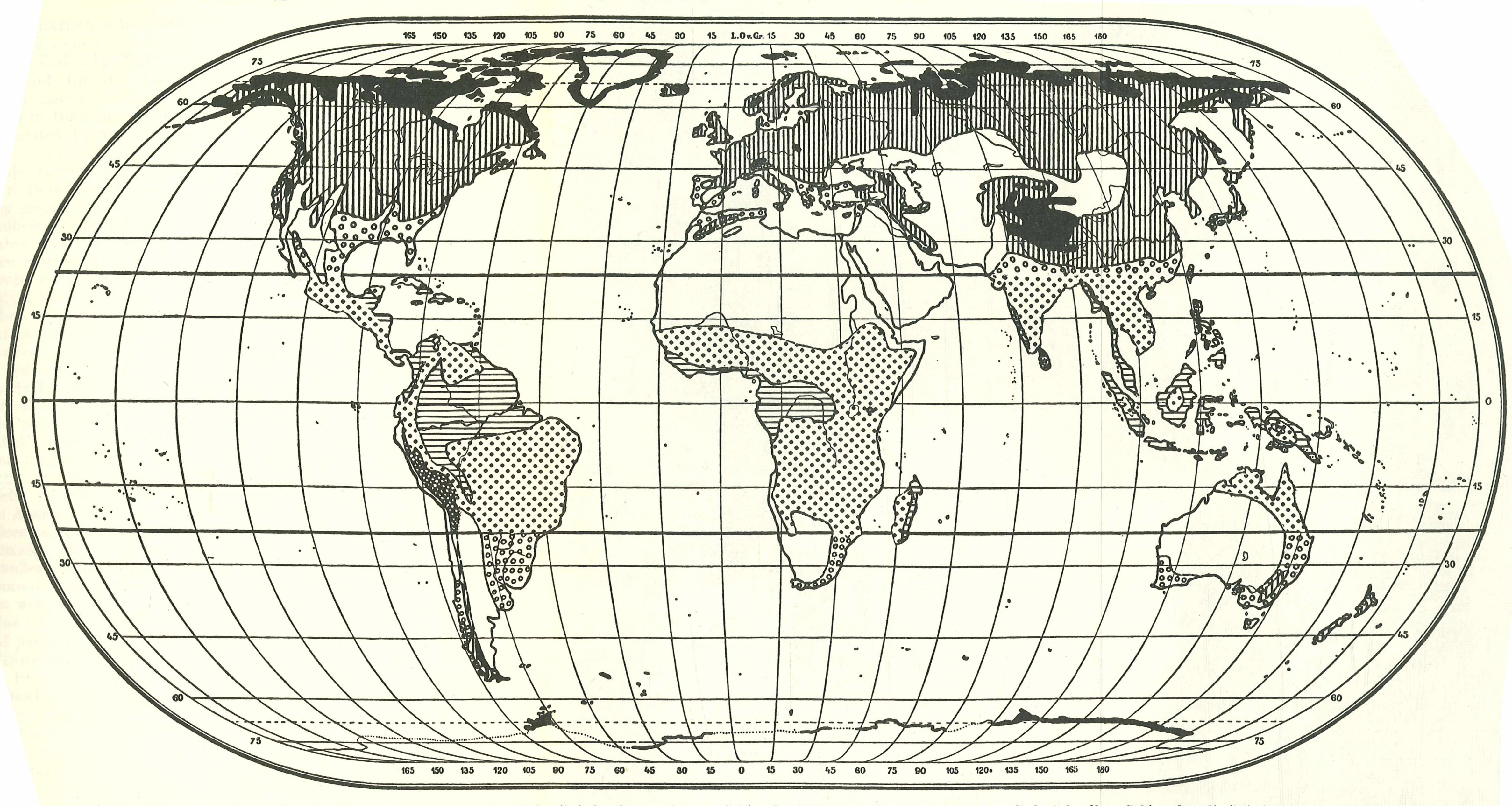
oligomiktisch:	Af-Klima,
warm polymiktisch:	Aw-Klima, tropische Bergwälder (bei KÖPPEN C-Klima),
kalt polymiktisch:	,,Paramo"- und ,,Punastufe" (TROLL), E-Klimate bei KÖPPEN.

Beilage zeigt die Verteilung dieser 6 thermischen Typen auf der Erde, deren Asymmetrie auf Nord- und Süd-Halbkugel auf dieser Darstellung besonders deutlich wird. Vor allem dimiktische und warm monomiktische Seen sind auf der südlichen Hemisphäre auf kleine Areale beschränkt, ein Umstand, auf den im Verlauf dieser Arbeit noch zurückzugreifen sein wird.

Die Temperaturen der holomiktischen Binnenseen bewegen sich zwischen 0° und 30°, maximal etwa 35°C. Dies ist eine im Vergleich zu den Verhältnissen am Land nur geringe Temperaturspanne, wo sich Lebewesen mit Temperaturen von —20°C und darunter bis 60°C und darüber auseinanderzusetzen haben. Es zeigte sich so bereits frühzeitig, daß eine Trennung der planktischen Organismen in z. B. ,,polare" und ,,tropische" Bewohner nicht ohne weiteres vorgenommen werden kann, woraus vielfach der Schluß gezogen wurde und noch immer wird, bei der Mehrzahl solcher planktischer Organismen handle es sich um mehr oder weniger kosmopolitische Tiere oder Pflanzen. Auf die Frage der Verbreitung des Zooplanktons wird weiter unten im Speziellen einzugehen sein.

Von den angeführten thermischen Typen verhalten sich der kalt monomiktische und der kalt polymiktische See weitgehend ähnlich, besonders die überwiegend eisfreien antarktischen kalt monomiktischen Gewässer sind in thermischer Hinsicht mit den kalt polymiktischen Seen zu vergleichen. Auch das Hypolimnion des dimiktischen (teilweise auch warm monomiktischen) Sees, das zwar in der Regel nur 2- bzw. 1mal Vollzirkulation erfährt und dann kurzfristig erwärmt werden kann, überschreitet selten Temperaturen von 10°C und bietet somit ebenfalls Lebensraum für kalt stenotherme Organismen.

Dagegen leiten die sommerlichen Wärmegrade des Epilimnions dimiktischer und warm monomiktischer Seen zu den Verhältnissen in den warm polymiktischen und oligomiktischen Gewässern über, die dann ohne Unterbrechung hohe Temperaturen zeigen und im oligomiktischen See sich einer idealen Isothermie nähern. Somit läßt sich eine Reihe vom stenothermen Kaltwasser der kalt monomiktischen und kalt polymiktischen Seen über die zyklisch dimiktischen und warm monomiktischen Gewässer zu den rhythmischen



Weiße Landflächen: Gebiete ewigen Frostes und aride Zonen ohne holomiktische Seen; schwarz: Gebiet der kalt monomiktischen Seen; vertikale Schraffur: Gebiet der dimiktischen Seen; Kreise: Gebiet der warm monomiktischen Seen; punktiert: Gebiet der warm polymiktischen Seen; horizontale Schraffur: Gebiet der oligomiktischen Seen; schwarz mit weißen Punkten: Gebiet der kalt polmiktischen Seen (aus LÖFFLER 1957, etwas abgeändert).

warm polymiktischen und endlich zum stenothermen Warmwasser der oligomiktischen Seen aufstellen (die Ausdrücke zyklisch und rhythmisch finden bei THIENEMANN 1925 Anwendung).

Während für die Landtiere zunächst Temperaturen und Feuchtigkeitsgrad bestimmend für die Verteilung auf der Erde sind, wird in Binnengewässern vor allem der Sauerstoffgehalt zum entscheidenden Faktor. Da nun der Sauerstoffgehalt des Wassers zunächst direkt durch Seehöhe und Temperatur bestimmt ist, können die thermischen Typen schon auf Grund dieser rein physikalischen Beziehung in eine dem Sauerstoffgehalt entsprechende Ordnung gesetzt werden. Sekundär und entscheidend wirkt selbstverständlich die Produktion, die vor allem in den warmen Tropenseen, aber auch den warm monomiktischen und dimiktischen Seen den Sauerstoffstandard wesentlich herabsetzen kann. Außerordentlich selten wird dies dagegen in kalt monomiktischen und kalt polymiktischen Gewässern der Fall sein, wo dem Sauerstoff (besonders in letzteren) kaum mehr indikatorischer Wert für die Produktion zukommt, da ja die häufigen und unregelmäßigen Zirkulationen die sich entwickelnden Gasverteilungen immer wieder aufheben, während dagegen im oligomiktischen See die Sauerstoffzehrung in außerordentlichem Umfang diesen Seetypus ganz allgemein charakterisiert. Ob dagegen in den warmen Tropenseen die Produktion — durch die Temperatur nicht eingeschränkt — tatsächlich höher liegt als in den dimiktischen Seen, wo andere Faktoren (oligotherme Arten, längere Sonnenscheindauer während des Sommers, vielfach kulturelle Eingriffe) diese Produktion ankurbeln, ist nach RUTTNER derzeit noch nicht zu entscheiden, „da das Ausmaß des Temperaturfaktors auf die Gesamtproduktion eines Sees noch nicht exakt genug zu erfassen ist“ (vgl. auch THIENEMANN 1932). Andererseits steht es aber nach RUTTNER (1926) außer Zweifel, daß die Assimilationsleistung in den kühlen Gewässern der temperierten und polaren Gebiete innerhalb gewisser Grenzen weit mehr eine Funktion der Temperatur als der Lichtintensität ist.

Auf jeden Fall aber lassen sich weder Trophie (ob im engeren Sinn FINDENEGGS [1955] oder wie hier im weiteren Sinn [vgl. ELSTER 1955] gemeint), noch Produktion oder auch Biomasse zu geographischen Einteilungsprinzipien heranziehen und liefern, wie bereits oben angedeutet, für die Verbreitung der Konsumenten nur meist sehr mittelbare Resultate.

Fassen wir für die thermischen Seetypen die jeweilige Sauerstoffversorgung zusammen, so ergibt sich ungefähr folgende Einteilung:

Kalt monomiktischer und kalt polymiktischer See haben nicht nur dauernd niedrige Temperaturen, sondern auch gute Sauerstoffversorgung, die im ersten Fall höchstens durch die lange Eisbedeckung herabgesetzt werden kann (dies aber hauptsächlich in Kleingewässern), während die tropischen Hochgebirgsseen ihren durch die Seehöhe bedingten niedrigeren Gehalt immer aufrecht erhalten. Beide sind offensichtlich ein geeigneter Lebensraum für kalt stenotherme und stenoxybionte Tiere. Dies gilt teilweise in beschränktem Maß auch für das Hypolimnion des dimiktischen und warm monomiktischen Sees, wo die Sauerstoffversorgung vielfach durch natürliche und auch künstliche Eutrophie herabgesetzt sein kann. Im warm monomiktischen See beeinflußt außerdem, durch strenge Winter verursacht, thermische Meromixis häufig die Sauerstoffverteilung, die übrigens seltener auch dimiktische Seen betrifft. Die Mannigfaltigkeit der Sauerstoffversorgung ist hier wohl am größten und läßt somit auch recht unterschiedliche Zusammensetzungen der Bodenfauna erwarten. Eine Verarmung der tieferen Schichten an Sauerstoff wird schließlich im oligomiktischen See zur chronischen Erscheinung, während der warm polymiktische See wenigstens zeitweilig noch eine Zufuhr von Sauerstoff im Tiefenwasser erfahren wird. Die warmen Tropenseen sind also ein geeigneter Lebensraum für warm stenotherme oder auch polytherme Organismen, doch werden besonders im oligomiktischen See nur solche Arten ihr Auslangen finden, die sich mit dem Sauerstoffmangel auseinandersetzen können. Vielfach wird in den warmen Tropengebieten der Tümpel und das Kleingewässer bezüglich der Sauerstoffversorgung besser gestellt sein als ein größerer See mit einem umfangreichen Hypolimnion.

Der Lichtgenuß ist dagegen nicht in Beziehung mit den thermischen Typen zu bringen, schon weil neben zahlreichen Faktoren (Eisbedeckung und topographische Lage) der Gehalt an anorganischen Suspensionen und die Biomasse selbst von See zu See verschiedene Bedingungen schaffen.

Ebenso ist natürlich keine Aussage über den Gehalt an Salzen für die einzelnen thermischen Typen möglich, da sich vor allem vulkanische und sedimentäre Zonen unregelmäßig auf die Gebiete dieser thermischen Typen verteilen. Daß dem Kalkgehalt und besonders dem Gehalt an anorganischen Suspensionen Bedeutung zukommt, steht außer Zweifel, während die übrigen Elektrolyte, in holomiktischen Seen immer nur in relativ niedrigen Konzentrationen vorhanden, für die weitere Diskussion von keinem weiteren Interesse sind. Ebenso sind auch die Minimumelemente Phosphor und Stickstoff von der topographischen Situation des

einzelnen Sees abhängig. Brundin (1956) berichtet zwar für die hauptsächlich als oligotroph aufgefaßten Gletscherrandseen des kalt monomiktischen Gebietes eine bedeutende Produktion, die mit dem „explosionsartig in Lösung gehenden P_2O_5 der kolloid-zermahlten Mineralbestandteile beim Schmelzen des Eises" in Zusammenhang stehe. Allerdings hat Brundin weder quantitative Studien noch P-Analysen durchgeführt, die seine verallgemeinernden Schlüsse bestätigen könnten. Jedoch hebt auch Strøm (1933) die Bedeutung der minerogenen Glazialtone als P-Quelle hervor; eigene Beobachtungen ließen in den Anden eher extreme P-Armut solcher Gletscherrandseen erkennen.

Im folgenden werden aber nun vor allem die Fragen zu stellen sein, ob erstens diese oben definierten thermischen Typen von ökologischer Bedeutung sind und zweitens wenn ja, wieweit dann die Verbreitung von Süßwasserorganismen mit der Verteilung der thermischen Seetypen in Zusammenhang gebracht werden kann. Damit wird aber gleichzeitig auch zu erörtern sein, wieweit die historisch geprägten Tierregionen für jenen Teil der Süßwasserfauna Gültigkeit haben, der sich durch transportable Dauerstadien auszeichnet.

Frage eins kann nach den obigen Ausführungen über das thermische Geschehen und die Sauerstoffverteilung in den thermischen Typen ohne Zweifel bejaht werden, allerdings unter der Voraussetzung, daß auch für Süßwasserorganismen wenigstens teilweise eine klimatisch bedingte geographische Verbreitung existiert. Wobei, wie bereits hervorgehoben, dieses Klima im Binnengewässer vor allem durch die Temperatur und noch mehr durch den Sauerstoffgehalt bestimmt wird. Da aber quer durch die geographische Anordnung der holomiktischen Typen das Trophiesystem läuft und eine entsprechende Vielfältigkeit auch innerhalb dieser Typen, besonders der dimiktischen Gewässer, bedingt, kann eine derartige Beziehung schon dadurch stark abgeändert erscheinen.

Thienemann (zuletzt 1950) drückt diese klimatische Beziehung verallgemeinernd aus, wenn er sagt, „daß die geographische Lage eines Gewässers nach Längen- und Breitengrad und seiner Höhenlage (über NN) im großen gesehen den wichtigsten tiergeographischen Faktor darstellt", wobei freilich auch schon bezug auf den historischen Faktor in der Verbreitung genommen ist.

In der vorliegenden Studie kann zunächst nur untersucht werden, wieweit zwischen den Verbreitungsbildern einzelner Arten (und Gattungen) von Profundalfauna und Zooplankton und den Arealen der thermischen Typen Übereinstimmung herrscht; die letzte Beweisführung für einen kausalen Zusammenhang wird nur

auf physiologischem Weg möglich sein. Vielfach wird freilich eine solche Übereinstimmung quantitativ vorliegen, so daß etwa Artenlisten ohne Berücksichtigung der Mengenverhältnisse der einzelnen Formen eher geeignet sind, bestehende Unterschiede weitgehendst zu verwischen und ein völlig falsches Bild vermitteln können (RUTTNER 1952). Es kann und soll daher auch gar nicht die Aufgabe dieser Arbeit sein, etwa die Zusammensetzung des Planktons in den verschiedenen thermischen Typen zu untersuchen, dazu liegt trotz der zahllosen Arbeiten noch immer zu wenig Material vor.

An den Beginn der hier zu besprechenden Süßwasserorganismen seien die Chironomiden als die bestuntersuchten Vertreter der Profundalfauna gestellt, deren umfangreiche Bearbeitung (THIENEMANN, LUNDBECK, BRUNDIN u. a.) jüngst zu einer übersichtlichen Zusammenfassung geführt hat (THIENEMANN 1954). Zunächst kann hier hervorgehoben werden, daß die Artenzahl der Profundalfauna mit Erwärmung des Tiefenwassers, aber auch mit extremer Abnahme oder Zunahme der Produktion abnimmt, so daß vor allem in den tropischen Seen (von den kalt polymiktischen Gewässern liegen nur einige Befunde aus flachen Gewässern ohne Profundal vor) und den kalt monomiktischen Seen, wo die Produktion infolge tiefer Temperaturen stark herabgesetzt erscheint, nur wenige Arten im Profundal vertreten sind. Ein gleiches gilt für die sauerstoffarmen, produktionsreichen dimiktischen und warm monomiktischen Gewässer. Dies gibt zunächst Anlaß, zu untersuchen, wieweit diese Tiergruppe in ihrer Ausbreitung mit den thermischen Seetypen in Beziehung steht, wobei auch hier zunächst nur die räumliche Gleichzeitigkeit des einzelnen holomiktischen Typus und der Art notiert werden kann.

Dabei ist nach BRUNDIN (1949) die allgemeine Regel zu beachten, „daß die bodenfaunistischen Charakterzüge nur in stabil geschichteten Seen in voller Schärfe hervortreten“. Das würde allerdings heißen, daß sie für kalt monomiktische Gewässer nur in beschränktem Ausmaß gilt, worüber BRUNDIN nichts berichtet. Außerdem besteht beim kalt monomiktischen und auch kalt polymiktischen See mit hoher Sichttiefe und ohne höhere Vegetation die Schwierigkeit, Litoral und Profundal gegeneinander abzugrenzen. BRUNDIN schlägt die Sichttiefe am Ende einer Vegetationsperiode als Anhaltspunkt vor, doch ist damit vor allem für Gletscherrandseen mit hoher anorganischer Trübung kaum etwas gewonnen. Vielleicht ist es in diesem Fall, wo höhere Vegetation sowie lichtmäßig und thermisch Abgrenzungen fehlen, berechtigt zu sagen, der See verhalte sich in seiner Gesamtheit profundal.

Zu Beginn der umfangreichen Chironomidenforschung wurde versucht, das weitgehend gegliederte Trophiesystem mit Hilfe der einzelnen Arten als Indikatoren zu unterbauen. Schon BRUNDIN (1949) kommt aber zu dem Schluß, daß der Wert dieser Tiere für eine Trophiebewertung überschätzt wurde. Dazu muß vor allem erwähnt werden, wie gering derzeit noch die Kenntnis von der Lebensweise vor allem profundal lebender Chironomidenlarven ist. HARNISCH (1951) berichtet über Untersuchungen an Larven von *Eutanytarsus* und *Chironomus* (*anthracinus* und *thummi*) und deutet die Schwierigkeiten einer exakten Erfassung des O_2-Bedürfnisses dieser Tiere an. Trotzdem scheint aber kein Zweifel darüber zu bestehen, daß der Sauerstoffstandard vor allem bei den nicht mit respiratorischen Farbstoffen ausgerüsteten stenoxybionten Arten von besonderer Bedeutung ist. Soweit die Sauerstoffverteilung dann ihrerseits wieder Indikator für den Trophiefaktor ist, kann natürlich ein gewisser Rückschluß auf letzteren gerechtfertigt sein. Dabei darf aber nicht vergessen werden, daß vielfach im warm monomiktischen (wie oben ausgeführt, kann die O_2-Zufuhr in der Tiefe in manchen Jahren ausfallen) und vor allem auch in den kalten tropischen Seen der Sauerstoff als Indikator für Trophie kaum Wert besitzt. So hat sich schon LOHAMMAR (1938) gegen die uneingeschränkte Verwendung der Sauerstoffverteilung als Trophie-Indikator gewandt, auch erscheint ein weitgehend gegliedertes Trohpiesystem kaum gerechtfertigt (vgl. ELSTER 1955). Der gefährliche Zirkelschluß von Tieren wenig bekannter Lebensweise auf einen nicht bestimmbaren Trophiegrad und von diesem zurück auf die Bodenfauna wurde leider nicht immer vermieden.

Daß neben Sauerstoff, Temperatur und Produktion schließlich auch die interspezifische Konkurrenz eine Rolle spielen wird, ist ziemlich sicher anzunehmen, doch ist dieses Problem auch in dem ausführlichsten Werk THIENEMANNS (1954) noch nicht angeschnitten. Mit einer gewissen Berechtigung kann man also z. B. fragen, ob *Heterotrissocladius subpilosus* „ultraoligotrophe“ Seen nicht nur als ökologische Nische bewohnt, da er in z. B. *Tanytarsus-lugens*-Seen, die dieser Art einen entsprechenden O_2- und Temperaturstandard bieten könnten, von anderen mehr polyphagen Arten verdrängt wird, oder ob aber tatsächlich eine spezielle Beziehung zu diesem Biotop besteht.

Der kalt monomiktische See bietet allerdings für kalt stenotherme und stenoxybionte Tiere die optimalen Lebensbedingungen, wie sie sonst nur in den seltensten Fällen verwirklicht werden. Denn schon im kalt polymiktischen See (über lange Zeitabschnitte gemachte Beobachtungen fehlen noch) schwanken die Tiefentempera-

turen wahrscheinlich beträchtlich, wenn von den extremen Gletscherrandseen (ein größeres Material der Profundalfauna wird demnächst von solchen Gewässern beschrieben) abgesehen wird. Nur eine Reihe dimiktischer Seen wird sich dem kalt monomiktischen weitgehend anschließen, wenigstens was den Sauerstoffstandard und die Temperatur der Tiefe anbelangt.

Der eben genannte *H. subpilosus* wird nun von BRUNDIN (1956) als Leitform für das Profundal arktischer („ultraoligotropher") Seen angeführt, ist aber auf Grönland und von der Bäreninsel aus seichten Gewässern bekannt. BRUNDIN vermutet, daß auch in entsprechenden Alpen- und Tibetseen *H. subpilosus* das Profundal besiedeln könnte. In einigen nördlich gelegenen sehr tiefen dimiktischen Seen tritt die Art ebenfalls im Profundal auf (Vättern, Sommen). Man gewinnt jedoch den Eindruck, daß auch hier Stenobathie nicht ausschließlich gegeben ist: wieweit eine solche in den fast stets isothermen, sich oft in ihrer Gesamtheit „profundal" verhaltenden kalt monomiktischen Gewässern überhaupt entwickelt wird, müßte noch untersucht werden. Von der südlichen Halbkugel fehlen noch jegliche Angaben.

In den dimiktischen Gewässern wird infolge der bereits oben angeführten Faktoren eine besonders große Mannigfaltigkeit der Produktionstypen ermöglicht, wie sie weder in den nördlich noch in den südlich anschließenden thermischen Typen erreicht wird. Die produktionsreichen Gewässer sind zunächst vor allem durch das Fehlen von streng stenobathen Formen gekennzeichnet und lassen eine weitgehende Übereinstimmung mit den warmen und tropischen Seen erkennen. „Hier kommen die euroxybionten, eurythermen und polytrophen *Chironomus*-Arten *anthracinus* (‚mäßig eutroph') und *plumosus* (stärker eutroph) völlig zur Geltung" (BRUNDIN 1949). Es hat den Anschein, als ob beide Arten holarkisch für eutrophe dimiktische Gewässer indikatorischen Wert besäßen, doch fehlen für *Ch. anthracinus* noch vollständigere Angaben aus Nordamerika und Japan (BRUNDIN 1956). Ganz allgemein ist die Profundalfauna eutropher dimiktischer Seen als artenarm zu bezeichnen und schließt sich so eng den Verhältnissen tropischer Profundalfaunen an.

Die produktionsarmen dimiktischen Seen („mäßig oligotroph") sind nach BRUNDIN (1956) durch die *Tanytarsus-lugens*-Gemeinschaft gekennzeichnet, über deren Ökologie und Verbreitung dieser Autor 1949 berichtet. Die meisten der für diese Vergesellschaftung angeführten Arten werden als kalt stenotherm, eurybath und mehr oder weniger stenoxybiont bezeichnet. Mit anderen Worten: in den dimiktischen Gewässern ist in den bodennahen Schichten meistens der Temperaturstandard für kalt stenotherm bewahrt, doch

wird die O_2-Mikroschichtung oft ein bedeutungsvoller Faktor. „Dabei wird allerdings nicht die Existenz der Charakterarten in den betreffenden Seen aufs Spiel gesetzt; deutlich beeinflußt wird aber die bathymetrische Verteilung“ (die hämoglobinfreien Orthocladiinen sind so auf das obere Profundal beschränkt, Brundin 1956).

Für die „dystrophe“ Seengruppe, die bisher erst in Schweden bodenfaunistisch bearbeitet wurde, scheint nach Brundin (1949) *Chironomus tenuistylus* Charakterart zu sein.

Von den warm monomiktischen Seen sind bisher nur wenige auf ihre Bodenfauna hin untersucht worden (Lundbeck 1936, Zavrel 1931, Brundin 1956). So ist nach Brundin in den südlichen Alpenrandseen die *Tanytarsus*-Gemeinschaft schon stark reduziert und auch der Ochrid-See wird negativ gekennzeichnet (Thienemann 1954). Die starke Abnahme der Arten ist hier zweifellos auch auf den O_2-Standard in den bodennahen Schichten zurückzuführen, vor allem aber auf die durchwegs erhöhte Temperatur. Man darf wohl mit Recht annehmen, daß besonders die oberitalienischen Seen erst nach der Eiszeit artenmäßig verarmt sind, soweit die Seen nicht überhaupt schon sekundär verändert wurden (Lago Maggiore, Lago di Como). Auch die jüngst von Brundin (1956) beschriebenen südchilenischen Seen lassen eine verarmte Tanytarsus-Gesellschaft erkennen. Doch ist in diesen einstmaligen Gletscherrandseen vielleicht nie ein höherer Artenreichtum vorhanden gewesen, wofür die altertümliche Chironomidenfauna spricht. Beschreibungen von südlichen dimiktischen Seen liegen bisher nicht vor. Die Profundalfauna warm monomiktischer Gewässer läßt sich, sofern nicht „stark eutrophe“ Gewässer vorliegen, als verarmte Fauna „mäßig oligotropher“ dimiktischer Seen bezeichnen (vgl. Thienemann 1954).

„Wegen der hohen Temperatur und der damit zusammenhängenden hohen Stoffkreislauf-Intensität wird der O_2-Faktor in allen Seen der warmen Tropengebiete für die Bodenfauna ein Problem erster Ordnung“ (Brundin 1956). Eine große Artenarmut ist für alle bisher untersuchten Seen angegeben worden, die *Orthocladiinae* treten hier sehr stark zurück, sämtliche Gewässer sind *Chironomus*-Seen. Ein Unterschied zwischen warm polymiktischen und oligomiktischen Gewässern läßt sich bisher nicht erkennen und ist wahrscheinlich nur in quantitativer Hinsicht zu erwarten. Für die kalt polymiktischen Seen liegen bisher nur für litorale Gewässer (auch die Puno-Bucht des Titicaca ist von nur geringer Tiefe) Angaben vor, so daß vor Bearbeitung der andinen Gletscherrandseen keine endgültigen Aussagen gemacht werden können. Die flachen bisher untersuchten Gewässer sind durch eine

„außerordentlich artenarme Chironomidenfauna charakterisiert“ (Brundin 1956).

Von den Chironomiden her können also nur die dimiktischen Seengruppen wirklich gekennzeichnet werden. Für die kalt monomiktischen Gewässer ist eine echte bathophile Fauna nicht gegeben, in allen übrigen Seen sinkt aber der O_2-Standard bei gleichzeitig erhöhter Temperatur so stark ab, daß nur mehr euryöke Formen ihr Auslangen finden. Es bleibt noch das Ergebnis für die kalt polymiktischen abzuwarten, vielleicht wird es auch möglich sein, auf Grund quantitativer Befunde zu entsprechenden Ergebnissen zu gelangen. Die Erscheinung, daß arktische Litoralformen in den dimiktischen Seen stenobath werden, läßt sich an einigen Arten, wie *Stictochironomus Rosenschoeldi* (*Tanytarsus-lugens*-Gesellschaft), ablesen; umgekehrt leben im Litoral der dimiktischen Gewässer auch wärmeliebende Formen, wie *Procladius culiciformis* (Usma-See, Lettland), der im Ranau-See (Sumatra) noch in 45 m Tiefe auftritt (Thienemann 1954). Der zweischichtige dimiktische See wird also für die Bodenfauna bisweilen zur Grenze zwischen arktischen und tropischen Formen, wie sich dies an Hand des Zooplanktons noch viel deutlicher darstellen lassen wird.

Von den übrigen die Bodenfauna des Profundals repräsentierenden Gruppen, wie Turbellarien, Nematoden, Oligochaeten, Mollusken (Pisidien), Crustaceen (vor allem Amphipoda) und Insekten (Trichopteren), liegen nur spärliche Angaben vor, die zu einer regionalen Übersicht keine Grundlagen bieten. Über die Süßwasserturbellarien Europas lieferte Steinböck (1932) einen zusammenfassenden Bericht, Reisinger und Steinböck haben ferner auch die Turbellarienfauna Grönlands studiert. Außerdem betont Steinböck (1949) in einer neueren Studie: „Daß eine edaphisch bedingte Stenökie, die bei zonarer Anordnung des betreffenden Biotops zur Stenozonie führt . bei Turbellarien nicht besteht.“ Es läßt sich aber derzeit noch nicht feststellen, wieweit die Turbellarien den Klimatypen der holomiktischen Seen entsprechen. Die fast ausschließlich räuberischen Turbellarien sind nach Steinböck (1949) nur in selteneren Fällen oligotherm und gehen dann, wie z. B. *Otomesostoma auditivum*, in die Tiefe der dimiktischen (oberflächenwarmen) Gewässer, während sie in den subarktischen und arktischen Gebieten auch in seichten Wasseransammlungen, soweit diese nicht starken täglichen Temperaturschwankungen ausgesetzt sind, vorkommen, andererseits wurde gerade diese Art auch im Gardasee (warm monomiktisch) gefunden.

Während also die Profundalfauna erst für wenige Gebiete (und hier wieder nur für Chironomiden) genauer bekannt ist, sind für

das Zooplankton (und hier wieder im besonderen für die Entomostraken) unübersehbar viele Daten aus allen Teilen der Erde angefallen, die freilich nur in beschränktem Maß für unsere Fragestellung verwendet werden können, da im überwiegenden Teil der Arbeiten nur auf die Systematik bezug genommen wird.

Bevor die intensive Süßwasser-Entomostrakenforschung um die Jahrhundertswende einsetzte, war man vielfach überzeugt (z. B. Apstein), daß vor allem das Zooplankton auf der Erde große Uniformität besäße, da man bereits wußte, daß dasselbe sich nicht nur auf dem Wasserweg, also im Medium, rasch ausbreiten kann, sondern vielfach auch außerhalb des Mediums durch Wind, Vögel und andere Überträger verschleppt wird. Erst die Auffindung von Gattungen, die besonders auf der Südhalbkugel beschränkte Verbreitungsareale besitzen, hat viele Autoren dazu veranlaßt, die Verbreitung des Süßwasserplanktons mit den großen Tierregionen in Zusammenhang zu bringen und einen guten Teil dieser Verbreitung historisch zu deuten. Selbstverständlich ist jede Verbreitung bereits ein historischer Vorgang, der den Zeitraum umfaßt, den z. B. ein Individuum braucht, um vom Ort A nach dem Ort B zu kommen, ein Ablauf, der rascher oder langsamer vor sich gehen kann und der „Ausbreitungsökologie" der Art (Ekman 1927) entspricht. Sie scheint, soweit es die noch immer dürftigen Befunde angeht, bei einem Großteil des Zooplanktons mit Dauerstadien außerordentlich günstig für eine weite Verbreitung zu sein. Doch haben die meisten Limnologen und Zoologen für die Verbreitung vor allem der Entomostraken historische Vorgänge, die sich am Biotop selbst abzeichnen, herangezogen, etwa die eiszeitliche Umformung des Lebensraumes oder gar ehemalige Landbrücken und ähnliche paläogeographische Fakten. Zweifellos trifft dies für einen Teil der Arten, etwa *Limnocalanus* zu[1], doch ist dagegen keineswegs klar, ob das boreoalpine Verbreitungsbild von *Heterocope weismanni* Imhof tatsächlich durch die Eiszeit bedingt ist, oder nicht erst viel später einfach als geeigneter Lebensraum besetzt wurde. Die Deutung dieses Verbreitungsbildes kann also „ausbreitungs-" aber auch „existenzökologisch" erfolgen. Beides im Sinne Ekmans (1927).

Thienemann (1952) hat versucht, den quantitativen Vorgang der passiven Verbreitung als „Treffsicherheit der Verschleppung" zu formulieren, der zweifellos eine wesentliche, aber uns noch gänzlich unbekannte Größe ist, wo wir derzeit noch immer sehr

[1] Doch hat *Limnocalanus* auch nirgends die Transgressionslinie des ehemaligen Meeres in Skandinavien überschritten (Ekman 1922).

allgemeine Vorstellungen von der Art dieses passiven Transportes haben. Das eindringlichste Zeugnis davon gibt die rasche Besiedlung isolierter Binnengewässer, wie etwa die jüngst entstandenen Gletscherseen der Hochanden, auf die noch zurückzukommen sein wird. Sie ist zweifellos ein schwerwiegendes Argument gegen paläogeographische Fakten, gegen die sich mit besonderer Deutlichkeit Gauthier (1951) ausgesprochen hat. Seine Argumente und Darlegungen seien hier, da in einer wenig verbreiteten Zeitschrift gebracht, wiedergegeben: „Je prétends que leurs moyen dispersion sont tels que la paléogéographie ne peut expliquer leur chorologie. Les barrières géographiques, sans être inopérantes, sont secondaires et ce sont les facteurs écologiques qui sont determinants. Dans leur dispersion (entièrement passive, on le sait) les oceans sont des obstacles, c'ést évident[2], mais des obstacles franchissables avec le temps. Pourquoi avec le temps? parce que le franchissement de ces obstacles est affaire de hasard. Le transport des œfs durables par des insects ou des oiseaux aquatiques, voire par des tempêtes exceptionelles, est extrêmement aléatoire, car il faut non seulement que le transport se produise, ce qui a lieu couramment, mais que la forme de résistance soit déposée dans une collection d'eau qui lui convienne au moins temporairement, d'où elle pourra franchir une nouvelle étape vers des stations définitivement favorables. Seul le hasard — et la longue patience de la Nature — peuvent expliquer de telles réussites. Il y faut parfois des milliers d'années. Mais qu'est-ce que quelques milliers d'années au regard des centaines de milliers d'années nécessitées par les explications paléogéographiques?" Gauthier, der seit mehr als 20 Jahren die Entomostrakenfauna Afrikas studiert, kommt auch zu dem Ergebnis, daß die madagassische Entomostrakenfauna in keiner Weise Reliktcharakter besitzt, sondern bloß den ökologischen Gegebenheiten entspricht. Die Relikttheorie wurde gerade in den letzten Jahrzehnten mit besonderer Vorliebe für einen Teil des Zooplanktons angewendet, u. a. durch Brehm (1936), der z. B. *Boeckella orientalis* Sars als ein „lebendes Fossil" auffassen möchte. Da unter einem Relikt („das Übriggebliebene") entweder der Rest einer ehemals umfangreicheren systematischen Einheit zu verstehen ist, oder aber auch geographisch gesehen, Arten mit stark reduziertem oder auch zersplittertem Verbreitungsareal gemeint werden können (wobei die quantitative Entscheidung „ab wann Relikt" kaum festzulegen ist), war es vor allem das letztgenannte Kriterium, das den Ausschlag gab, zahlreichen Süßwasserorganismen Reliktcharakter zuzuschrei-

[2] Für kalt stenotherme Organismen bildet auch der Tropengürtel ein wesentliches Hindernis.

ben. Zweifellos gibt es, wie u. a. BROOKS (1950) in einer zusammenfassenden Studie gezeigt hat, ausgesprochene Süßwasserrelikte, die allerdings keine Entomostraken mit transportablen Dauerstadien umfassen. Zudem sind diese Arten meist auf die ältesten Binnengewässer und Grundwasser beschränkt und werden höchst unwahrscheinlich je in astatischen Wasseransammlungen oder auch kleineren, zweifellos jüngeren Gewässern zu finden sein, wie jene *Boeckella orientalis* in der Mandschurei[3].

Da nun gerade die Boeckelliden zu zahllosen Spekulationen Anlaß gegeben haben, sei die Frage ihrer Verbreitung hier noch im speziellen erörtert. Die in mehreren Gattungen das zirkumantarktische Gebiet mit Ausnahme Südafrikas bewohnende Familie vertritt dort fast ausschließlich die Diaptomiden, was zunächst Anlaß gab, hier nach Übereinstimmung mit den Tierregionen zu suchen. So sagt STILLMAN WRIGHT (1927) zur Verbreitung in Südamerika: „This peculiar distribution of the Centropagidae is presumably related to the geological history of South America. It is held by some that the continent was formerly composed of two large land-masses corresponding roughly to the Brazilian and Chilian sub-regions (!). " BREHM (1926) wiederum versucht das zu diesem Zeitpunkt bestehende disjunkte Verbreitungsbild der Boeckelliden selbst mit JHERINGS Theorie einer nordandinen und patagonischen Fauna, getrennt durch eine tertiäre Flachsee, zu erklären, und WITTMANN (1933/1935) zitiert die Boeckelliden sogar im Zusammenhang mit der WEGENERschen Verschiebungstheorie. Auch die Entdeckung der *Boeckella orientalis* in Ostasien vermochte diese Theorien zunächst nicht zu erschüttern, da man einfach deren Existenz bezweifelte (BREHM 1927), doch haben neuerliche Funde durch RYLOV (1933) und KIEFER (1937) die Ansichten mehr zugunsten der Relikttheorie abgeändert, indem man nunmehr eine nördliche Herkunft dieser Familie vermutete (BREHM 1936).

Betrachtet man nun die Verteilung der Boeckelliden in Südamerika — und für diese weitere Beurteilung stehen mir nun eigene Beobachtungsdaten (LÖFFLER 1956 und in Vorbereitung) zur Verfügung — so zeigt sich zunächst (Abb. 1) tatsächlich eine auffallende Übereinstimmung mit dem Areal der chilenischen Subregion. Mit einer allerdings wesentlichen Einschränkung: vom etwa dreißigsten Breitegrad an, meiden die Boeckelliden die Tiefebene, finden sich bei 20^0 südlicher Breite nicht mehr unter 3000 m und bei 10^0 südlicher Breite nicht mehr unter 4000 m. Da im nord-

[3] Ganz abgesehen davon, daß von Relikt nur dann gesprochen werden kann, wenn auch fossiles Material vorliegt.

chilenischen und peruanischen Küstengebiet auch die Diaptomiden zu fehlen scheinen, dürfte dieser Teil des pazifischen Küstenraumes überhaupt calanidenfrei sein. *Boeckella gracilipes*, um ein Beispiel zu nennen, kommt südlich 40^0 Breite noch in Tümpeln und Flachseen vor, bevorzugt im chilenischen Seengebiet (Löffler in Vorbereitung) ausschließlich das Pelagial der großen Binnengewässer und tritt erst im Hochland von Peru wieder in Kleingewässern auf[4]. Ähnlich verhalten sich (wenn auch nicht ausschließlich) *Boeckella gracilis* und *B. pooponensis*. Zweifellos bevorzugen die meisten Arten dieser Familie (besonders die Arten der Gattung *Pseudoboeckella*) kälteres Wasser, dürften mehr oder weniger kalt stenotherm, vielleicht auch stenoxybiont sein: Dafür sprechen auch die vertikalen Verteilungsziffern in mehreren chilenischen Seen (Löffler in Vorbereitung), doch wird auch hier wieder die letzte Beweisführung nur physiologisch erfolgen können. Die Verteilung der Boeckelliden in Südamerika nach Abb. 1 entspricht aber weitgehendst der Verbreitung von ständig oder teilweise kalten Binnengewässern (kalt monomiktisch, dimiktisch, warm monomiktisch: hier hauptsächlich hypolimnisch, kalt polymiktisch), die auf der Südhalbkugel, wie Beilage zeigt, auf einen nur kleinen Raum beschränkt sind, wie dies bereits im ersten Abschnitt hervorgehoben wurde (vgl. auch Löffler 1957). Hier liegt also weitgehende Übereinstimmung von Tierregion und ökologisch (das Süßwasser betreffend) einheitlichem Raum vor, und nur das Küstengebiet stimmt uns zunächst mißtrauisch gegen die auf die Boeckelliden angewandte Tierregion. Es scheint, daß der ökologische Gesichtspunkt bis auf weiteres völlig zum Verständnis dieser Verbreitung ausreicht; was aber *B. orientalis* anbelangt, so verweise ich da auf die eindringlichen Sätze Gauthiers. Solange wir über die Art der passiven Verbreitung nicht orientiert sind, steht es uns auch nicht zu, disjunkte Verbreitungsbilder der Süßwasserfauna, soweit wir von ihr eine solche passive Verbreitung kennen, paläogeographisch zu deuten. Iversen (1952) hat in seiner Arbeit über den Ursprung der Flora von Westgrönland vor allem auf die Bedeutung des Gänsezuges zwischen Europa und Grönland hingewiesen und Lohammar (1954) konnte sogar zeigen, daß das Keimen der Samen von *Potamogeton natans* dann gefördert erscheint, wenn diese Samen den Darmtrakt von Enten passiert haben. Schließlich ist auch für Psychiden ein Fall bekanntgeworden, wo Eier den Darmtrakt von Vögeln passieren, und es scheint somit nun zu den wesentlichsten

[4] Außerdem finden sich auch in den nur wenige Jahre alten Gletscherseen Perus bereits Boeckelliden (*B. occidentalis*).

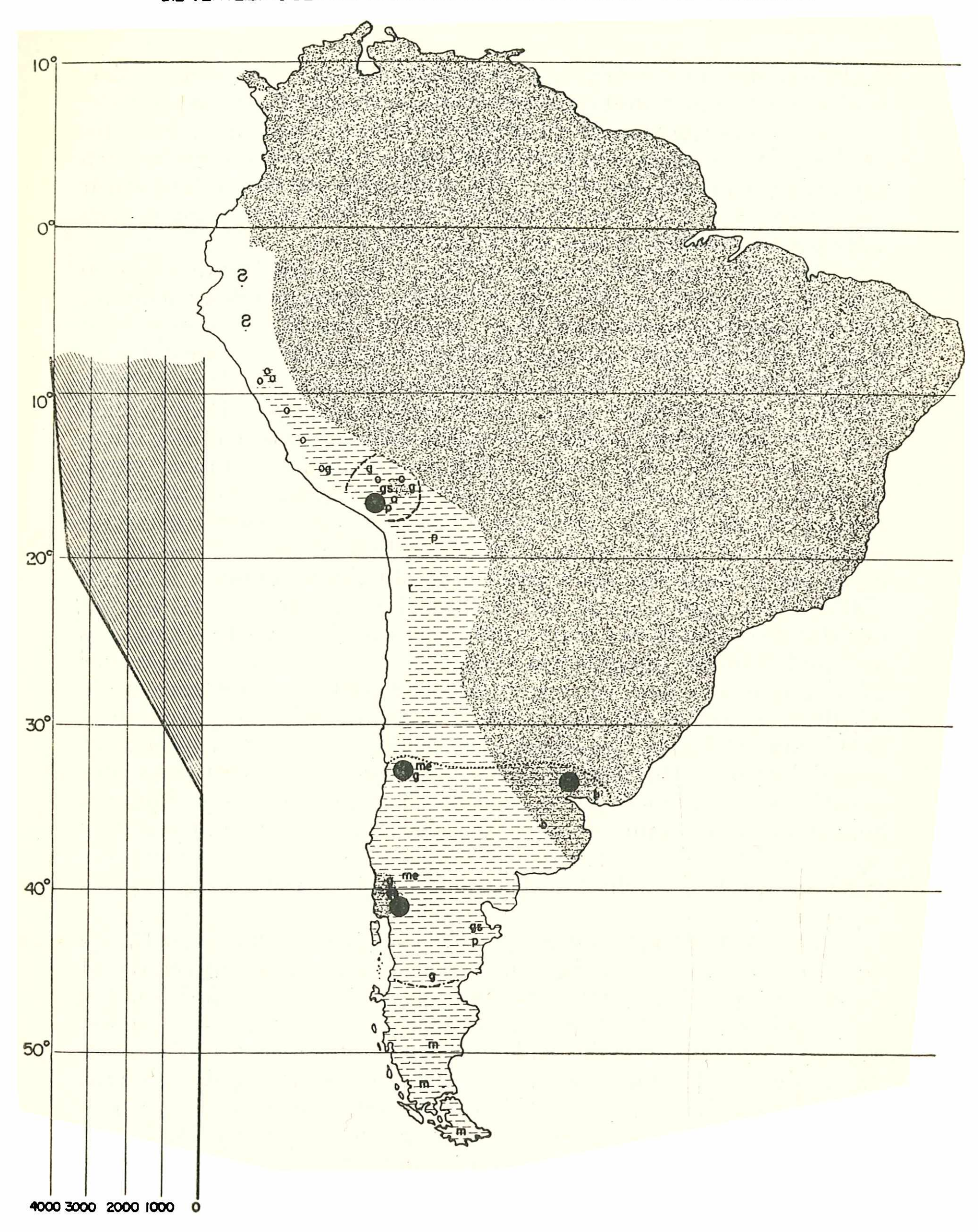


Abb. 1. Schwarze Kreisflächen: *Pseudoboeckella* (südlich vom südlichsten Kreis ist das Verbreitungsgebiet dieser Gattung geschlossen zu denken.

b *Boeckella bergi;* g *Boeckella gracilipes;* gs *Boeckella gracilis;* m *Boeckella michaelseni;* me *Boeckella meteoris;* o *Boeckella occidentalis;* p *Boeckella pooponensis;* r *Boeckella rahmi.*

Anliegen der Limnozoogeographie zu gehören, die passive Verbreitung qualitativ und quantitativ eingehendst zu studieren[5].

Die vorangegangene Diskussion konnte also zugunsten des ökologischen Gesichtspunktes entschieden werden, soweit es sich um ausbreitungsökologisch günstig gestellte Formen handelt, wofür vor allem das Vorkommen in astatischen Wasseransammlungen oder jungen Gewässern ein Anhaltspunkt ist.

Wenn also tatsächlich dem Klima eine entscheidende Rolle in den Binnengewässern zukommt, dann ist dabei zunächst wieder an die starke Temperaturpufferung der größeren Wasserkörper und den verhältnismäßig geringen Temperaturbereich innerhalb der Binnengewässer zu denken, der zudem, der verschiedenen Größe der Binnengewässer gemäß, von den Tropen gegen den Polarbereich zu unregelmäßig abgestuft erscheint. Auch schieben sich, vor allem in der neuen Welt, entlang der Gebirge kalte Binnengewässer gegen den Äquator vor, wie dies aus der Beilage hervorgeht. „Tropische" und „arktische" Arten rücken in den Binnengewässern somit viel näher zusammen, als dies etwa am Land der Fall ist, wozu sie vielfach auch durch Ruhestadien während ungünstiger Perioden befähigt sind. So treten die auch die Tropen bewohnenden Formen im Litoral der dimiktischen Seen und in Tümpeln des dimiktischen Gebietes auf und können sich hier reich entfalten, soweit die Dauer der Wärmeperioden bzw. die erzielte Wärmesumme für ihre Entwicklung ausreicht (Ruttner 1952). Ebenso finden sich Arten des arktischen Gebietes im Hypolimnion oder doch wenigstens im Pelagial größerer dimiktischer Seen, während sie im arktischen oder subarktischen Gebiet jeden kleinen Tümpel besiedeln können. Schematisierend kann der dimiktische See als Vereinigung von „tropischer" und „arktischer" Phase während des Sommers bezeichnet werden, in ihm stoßen oligo- und polytherme Elemente zusammen.

Kühnelt (1943) stellte die „Regel von der absoluten Größe der klimatischen Ansprüche" eines Tieres auf, wonach Arten, die in ihrem Hauptverbreitungsgebiet euryök und eurytop sind, in den Randgebieten ihrer Verbreitung stenotop und (anscheinend) stenök werden. Auf diese Regel und ihre Anwendbarkeit für die Süßwasserorganismen wies vor allem Thienemann (1950) hin. So wird zum Beispiel ein kalt stenothermer und stenoxybionter Organismus seine optimalen Lebensbedingungen vor allem in den polaren und Hochgebirgsgebieten vorfinden, ohne dabei eine bestimmte Tiefe

[5] Eigene Experimente zeigten, daß Ephippien von *Daphnia magna* ihre Keimfähigkeit nach 20stündiger Behandlung mit 1% Pepsinlösung in 0,1% HCl und bei 40° C nicht verlieren!

des Gewässers zu bevorzugen, an der südlichen bzw. unteren Grenze seines Verbreitungsgebietes wird er jedoch stenobath, und zwar im bathophilen Sinn, umgekehrt werden die polythermen Arten an ihrer nördlichen Verbreitungsgrenze auf die warmen Litoralzonen oder Flachgewässer beschränkt sein, wie dies auch schon an der Profundalfauna gezeigt werden konnte.

Zweifellos müssen sich die klimatischen Ansprüche der einzelnen Arten auch in deren Vorkommen und Verteilung in den thermischen Seetypen widerspiegeln, sofern nicht Endemismen vorliegen. Soweit es berechtigt ist, von solchen zu sprechen (die geringe Kenntnis der Verbreitung spricht eher dagegen), kann natürlich auch der Verbreitungsmodus nicht ohne weiteres klimatisch gedeutet werden. Auf die Erscheinung von Endemismen innerhalb des Zooplanktons wird weiter unten noch einzugehen sein.

Wenn nun versucht werden soll, die Beziehung zwischen vor allem der Entomostrakenfauna und den thermischen Seetypen sichtbar zu machen, so muß betont werden, daß ein derartiger Versuch derzeit natürlich nur sehr unvollkommen ausfallen kann, da ein Großteil der systematischen Arbeiten überhaupt keine Angaben über den Biotop der beschriebenen Arten anführt. Dies gilt besonders für die Arten der südlichen Hemisphäre, die an den Beginn dieser Untersuchung gestellt sei.

Von dort sind für kalt monomiktische Gewässer keinerlei Daten bekannt: vielleicht ist *Pseudoboeckella Entzi* DADAY (Patagonien, Antarktis) eine auf diese Seen beschränkte Art, doch sind die kalt monomiktischen Gewässer im allgemeinen, auf der Südhalbkugel im speziellen (der isothermen und ständig kühlen Wetterlage des subantarktischen Klimas entsprechend) klimatisch Kleingewässern ähnlich und vielfach gleichwertig[6]. Für dimiktische Gewässer (Angaben fehlen auch hier zum größten Teil) ist eine Zunahme der *Pseudoboeckella*-Arten (nur in Südamerika und benachbarten Inseln) zu verzeichnen, es treten aber auch Arten der Gattung *Boeckella* (*B. michaelseni*) auf. Beide Gattungen dürften im dimiktischen Gebiet ihren größten Artenreichtum haben, doch steht es nicht fest, ob sie dort nur auf Seen beschränkt sind.

Einige Arten (*B. gracilipes*, *B. gracilis*) dringen den Andenzug entlang nach Norden (Laguna del Inca bei Santiago wird von *B. gracilipes* bewohnt), bis weit in den tropischen Bereich hinein (vgl. oben), die große Verwandtschaft zwischen den kühlen Kli-

[6] BREHM (1954) bringt eine Zusammenstellung für die Entomostraken der antarktischen Inseln.

maten der außertropischen Südhalbkugel einerseits und den kühlen tropischen Höhenklimaten andererseits, die sich besonders auch in der Vegetation äußert (Troll 1951), läßt daher auch für die Fauna große Übereinstimmung erwarten. Dementsprechend tritt in den kalt polymiktischen Seen der Artenreichtum der beiden genannten Gattungen nochmals deutlich hervor. Beide Gattungen sind aber auch nur oberhalb der Grenze des fast ständigen Frostwechsels in Peru bekannt. *Pseudoboeckella* (Arten dieser Gattung wurden erst jüngst von Peru durch Harding 1956, Löffler 1956 beschrieben) fand sich bisher überhaupt nur oberhalb 4000 m Seehöhe und zeigt wenigstens derzeit noch ein Verbreitungsbild (Abb. 1), das man als australo-andin bezeichnen könnte. Doch dürften dafür weniger die Eiszeit als vielmehr die existenzökologischen Bedingungen ausschlaggebend gewesen sein.

In den warm monomiktischen Gebieten Südamerikas — nur von solchen liegen bisher Untersuchungsergebnisse vor (in Vorbereitung) — beschränken sich die Boeckelliden (*B. gracilipes*, *B. gracilis*) auf Seen und fehlen in Kleingewässern. Die vertikale Verteilung läßt außerdem erkennen, daß wenigstens das oberste Epilimnion gemieden wird, wo in diesem Gebiet vor allem *Diaptomus diabolicus* (Brehm 1935) angereichert erscheint. Diese Art besiedelt außerdem auch Kleingewässer und scheint mehr polytherm zu sein. *D. diabolicus* bildet eine Enklave in der Boeckellidenregion und tritt dort in fast allen Binnengewässern auf (Abb. 1). Aus Feuerland berichtet zwar Thomasson (1955) von einem *Diaptomus juv.*, doch muß es vorderhand zweifelhaft bleiben, ob es sich hier wirklich um einen Vertreter dieser Gattung handelt. Die warm monomiktischen Gewässer Chiles zeichnen sich sonst durch ein monotones Plankton aus, das vor allem *Tropocyclops prasinus*, *Mesocyclops longisetus* Thiébaud (die Art ist zumindest dieser aus Kolumbien beschriebenen Art am nächsten stehend), *Daphnia ambigua*, die auch in Nordamerika im warm monomiktischen Gebiet verbreitet ist (Brooks, im Druck), *Diaphanosoma chilense* Daday, eine Art, die das Epilimnion meidet und sich damit wesentlich von den anderen meist polythermen Arten unterscheidet, und schließlich *Bosmina*, nach Brehm (1928, 1956) *hagmanni* Stingelin, nach Austin (1942) jedoch von *coregoni* nicht unterschieden. Bemerkenswert ist das Fehlen von *Diaptomus* und der Untergattung *Cyclops sens. str.* in den kühlen Gewässern der Südhalbkugel.

Da von Australien und Neuseeland bisher fast nur systematische Daten bekannt sind, muß von ökologischen Vergleichen hier abgesehen werden. Die Gebirge der genannten Gebiete werden zweifellos viele Hinweise geben können.

Die kalt polymiktischen Gewässer, auf die Südhalbkugel beschränkt, zeichnen sich gegenüber den übrigen Tropenseen durch das Vorherrschen von *Daphnia* (bisher *D. pulex, carinata, peruviana* HARDING) gegenüber *Diaphanosoma* aus, von der nur einmal ein einziges Individuum gefunden wurde (HARDING 1956). Das südamerikanische Gebiet ist Boeckellidenzone, doch wurde auch *Diaptomus bergi* im Titicacagebiet gefunden (Tümpel). *Tropocyclops prasinus meridionalis* KIEFER ist hier zum Unterschied von den warm monomiktischen Seen auf das Litoral beschränkt (übrigens auch im dimiktischen Gebiet), *Metacyclops leptopus* (KIEFER) ist neben *Microcyclops diversus* (KIEFER) bisher die einzige beschriebene pelagische Art im ganzen Gebiet! *Mesocyclops longisetus* THIÉBAUD kommt hier nur im Litoral und in Tümpeln vor. Außerdem ist das kalt polymiktische Gebiet durch einige pigmentierte Cladoceren ausgezeichnet (*Daphnia peruviana* Harding, *Pleuroxus caca* Harding). Im allgemeinen schließen sich die kalt polymiktischen Gewässer mit ihrer Zusammensetzung der Entomostrakenfauna eng an die Gewässer der kühlen Klimate der außertropischen Südhalbkugel an. Wie sich dagegen die kalt polymiktischen Seen Afrikas und Neuguineas verhalten, ist derzeit völlig unbekannt. Abschließend möge bezüglich der südlichen Hemisphäre noch gesagt sein, daß infolge der ständig kühlen Klimate im dimiktischen Gebiete das Grenzgebiet für polytherme Arten wahrscheinlich gegen den warm monomiktischen Klimabezirk verschoben erscheinen wird.

Wie bereits oben hervorgehoben wurde, werden zahlreiche Plankter, die in den kalt monomiktischen Gebieten polytop sind (Arten die ausschließlich pelagisch sind, existieren hier nicht) — wenigstens auf der nördlichen Halbkugel —, im dimiktischen Gebiet oft zu ausschließlichen Bewohnern des Hypolimnions oder aber führen wenigstens eine pelagische Lebensweise. Diese Tatsache erklärt sich wohl zumeist aus dem oligothermen und stenoxybionten Charakter der betreffenden Arten. Es sei hier gleich vorweggenommen, daß obligat pelagische Plankter nur aus dimiktischen und warm monomiktischen Gebieten bekannt sind, während in den warmen Tropenseen von sonst hauptsächlich pelagisch lebenden Gattungen und Arten vielfach das Litoral und Kleingewässer bevorzugt werden (RUTTNER 1952), die günstigere Sauerstoffbedingungen bieten dürften. Andererseits nimmt in den Tropen für viele Arten das Vermögen zur limnetischen Lebensweise außerordentlich zu, zahlreiche Tümpel und Uferformen des dimiktischen Gebietes können hier limnetisch existieren, doch ist diese Lebensweise nicht obligat, wenigstens nach den bisherigen Befunden zu schließen. Eine hinreichende Erklärung

für den Übergang zur pelagischen Lebensweise in den warmen Tropengebieten, die teilweise mit der Ernährung der betreffenden Arten in Zusammenhang stehen mag, steht aber noch aus. RUTTNER (1952) möchte in den tropischen Seen Insulindes die fakultativ aufgenommene limnetische Lebensweise (z. B. bei *Simocephalus serrulatus*) mit der Entstehung von neuen, zum Schweben im freien Wasser befähigten Ökotypen erklären, doch dürften zweifellos auch Konkurrenzfaktoren eine Rolle spielen, wofür die Untersuchung von FRANK (1952) an *Daphnia* und *Simocephalus* zumindest einen Hinweis bietet.

Im kalt monomiktischen Gebiet auch der nördlichen Halbkugel scheint also der Unterschied zwischen flachen Gewässern und Seen für die relativ wenigen planktischen Bewohner keine besondere Bedeutung zu haben. Beide scheinen vielmehr für diese Tiere klimatisch ähnlich zu sein, wobei das Kleingewässer im allgemeinen noch den Vorzug des größeren Nährstoffreichtums hat. Die Anzahl der pelagischen Arten ist überhaupt sehr gering, keine derselben führt, wie bereits hervorgehoben, diese Lebensweise obligat. So kommt *Cyclops scutifer* SARS, eigentlich schon Bewohner der nördlichen dimiktischen Seen (holarktisch), auch in seichten Gewässern vor (übrigens die einzige pelagische Cyclopsart dieses nördlichen Gebietes in Europa). Auch alle übrigen Arten, von denen hier aber nur *Heterocope borealis* und *Diaptomus laciniatus* genannt seien (eine Liste arktischer Crustaceen bringen EKMAN [1922] und THIENEMANN [1950]), kommen im arktischen und subarktischen Gebiet auch in kleinen Wasseransammlungen vor und werden entweder schon in nördlichen oder weiter südlich gelegenen dimiktischen Seen zu obligat pelagischen Bewohnern. (*Bythotrephes* ist weniger charakteristisch, da diese Art in zwei Varietäten auftritt.) Dagegen ist *Heterocope saliens* eurytherm, allerdings nur im kalt monomiktischen und dimiktischen Gebiet verbreitet (PESTA 1953) und auch *Leptodora*, die auf dieses Gebiet beschränkt ist, tritt noch im südlichen Teil des Gebietes in flachen Gewässern auf (z. B. Seitenarme der Donau bei Wien). Dagegen sind einige Arten, wie *Daphnia longiremis* EKMAN, *Daphnia middendorffiana* (BROOKS 1957), ferner die Arten der von WILSON (1951) aufgestellten Untergattung *Nordodiaptomus (sibiriensis, alaskaensis)* hauptsächlich auf das kalt monomiktische Gebiet beschränkt.

Im dimiktischen See tritt eine Anzahl obligat pelagischer Entomostraken auf, die zum Teil oben erwähnt wurden und wozu noch mehrere Diaptomiden und Cyclopiden, vor allem aus der *strenuus*-Gruppe, zählen. Freilich kommen vielfach diese Arten im nördlichen Gebiet noch in flachen Gewässern vor, doch ist diese

Übergangszone recht schmal (vgl. LÖFFLER 1953). Eurasien und Nordamerika haben vor allem innerhalb der Gattung *Cyclops* zahlreiche gemeinsame Arten (vgl. PENNAK 1953), während die Gattung Diaptomus nur wenige holarktische Arten aufweist (*D. bacillifer*[7], *D. gracilis*, die Arten *D. minutus*, *D. eiseni* und *D. castor* kommen nur teilweise und in Nearktis bzw. Paläarktis vor). Eine besonders weite Verbreitung besitzt *D. graciloides* (Westeuropa — Baikalsee). Es wird weiter unten noch zu zeigen sein, daß dagegen die Anzahl der zirkumtropischen Copepoden verschwindend klein ist, ja derartige Diaptomiden bis heute nicht bekannt wurden.

Die Vielfältigkeit des dimiktischen Sees im Hinblick auf seine Trophie und Produktion läßt keine generellen Leitformen innerhalb der Plankter erwarten. Als thermisch zweischichtiger See zeigt seine Faunenzusammensetzung zudem vielfach Ausstrahlungen vom kalten und warmen Gebiet her. Besonders die sommerlichen Temperaturen werden von polythermen Arten genutzt, während der winterliche Zustand, vor allem auch der Kleingewässer, seltener den Einschlag oligothermer Faunenelemente (besonders Entomostraken sind hier gemeint) zeigt. Dieses ,,Winterplankton" rekrutiert sich in der Hauptsache aus Rotatorien (etwa *Notholca*-Arten). Ein Beispiel für Entomostraken ist aus dem warm monomiktischen Bereich in Algerien bekannt, wo GAUTHIER (1928) während des Winters in der Regenzone (hauptsächlich 800—1600 m) das regelmäßige Auftreten von Diaptomusarten, *cyaneus*, *ingens* und besonders *lilljeborgi*, beobachtete, die im Verlauf des Frühjahrs verschwinden und von anderen Arten, hier besonders *D. numidicus* GURNEY, abgelöst werden.

Tümpel- und Litoralbewohner treten vielfach im warm monomiktischen Gebiet schon pelagisch auf. Dies wurde bereits gelegentlich der chilenischen Seen hervorgehoben, in denen auch *Pedalia fennica* in der freien Wassermasse anzutreffen war (LÖFFLER, in Vorbereitung), die im dimiktischen Gebiet Kleingewässer und Flachseen bevorzugt (BREHM 1933). Im warm monomiktischen See tritt auf der Nordhalbkugel die Gattung *Daphnia* bereits stark zurück und die fast regelmäßig auftretenden Gattungen *Ceriodaphnia* und *Diaphanosoma* ersetzen sie. Dieser Wechsel in der Cladocerenfauna erscheint dann in den warmen tropischen Gewässern fast vollkommen vollzogen (RUTTNER 1952). In den südlichen Alpenrandseen tritt auch *Sida crystallina limnetica* pelagisch auf, während *Sida crystallina* selbst im dimiktischen Gebiet und

[7] BREHM (1949) bezweifelt die Identität des amerikanischen *D. bacillifer* mit dem europäischen.

litoral lebt (Burckhardt 1900). Ebenso finden sich in den insubrischen Seen noch oligotherme Arten wie *Diaptomus laciniatus* (Luganer See, Fehlmann 1912, Lago Maggiore, Baldi, Buzzati-Traverso, Cavalli und Pirocchi 1945). Andererseits erinnern diese wärmeren Seen bereits an die Tropengewässer (oligo- und warm polymiktisch), nicht nur durch den bereits angeführten Wechsel in der Cladocerenfauna, sondern auch durch das häufige Überwiegen der Gattung *Cyclops* innerhalb der Copepodenfauna, wodurch sich dann vor allem die warmen Tropenseen auszeichnen. In Nordamerika hat Brooks (1957) dagegen für das warm monomiktische Gebiet zwei *Daphnia*-Arten notiert, nämlich die bereits erwähnte *Daphnia ambigua* Scourfield und *Daphnia laevis* Birge, wobei letztere sich besonders genau innerhalb der Grenzen dieses Gebietes (auch dort wo es durch hohe Ozeanität, wie im Nordwesten, bedingt ist) hält. Ob das Vorkommen von *Holopedium amazonicum* in den südlichen Gebieten der USA (Georgia) als nördlicher Vorposten tropischer Gewässer (die Art wurde aus dem Amazonasgebiet beschrieben, vgl. Brehm 1956) in warm monomiktischen Seen aufzufassen ist, kann noch nicht entschieden werden.

In Iran ist im kaspischen, ebenfalls warm monomiktischen Gebiet *Diaptomus atropatenus* polytop verbreitet. Da ein Anschluß an das übrige, weiter südlich gelegene, warm monomiktische Gebiet nicht besteht, kann das endemische Auftreten vorläufig auch ökologisch gedeutet werden.

Von den warmen tropischen Seen lassen sich oligomiktische und warm polymiktische Gewässer vorläufig auf Grund ihrer Mikrofauna nicht unterscheiden, da die bisherigen Untersuchungen viel zu spärlich sind, um eine Differenz (die vor allem durch die unterschiedlichen Sauerstoffgehalte gegeben sein könnte) festzuhalten. Auch fehlen quantitative Angaben, die Ausgangsmaterial für einen solchen Vergleich sein würden.

Beiden Typen dürfte nach bisherigen Befunden das starke Zurücktreten von *Daphnia* gemeinsam sein, deren Arten im warmen Tropengebiet zudem Tümpel zu bevorzugen scheinen. So fehlen mit Ausnahme von *Daphnia carinata* auf den Sundainseln, übrigens auch auf Ceylon (Apstein 1907), *Daphnia*-Arten. Dagegen herrschen *Ceriodaphnia* und *Diaphanosoma* vor (vgl. Brehm 1933, 1951, 1952). Man darf aus zahlreichen übereinstimmenden Beobachtungen schließen, daß diese Cladocerenzusammensetzung für die gesamten warmen Tropengebiete Gültigkeit hat. Die Gattungen *Moina*, *Simocephalus* und *Latonopsis* können in diesen Seen zur limnetischen, pelagischen Lebensweise übergehen (Brehm 1933, 1952, Ruttner 1952) und die *coregoni*-Gruppe der Bosminen wird

hier ausschließlich durch die *longispina*-Gruppe ersetzt, wobei die Verteilung der beiden Arten infolge der noch unsicheren Stellung von *B. hagmanni* noch nicht sicher steht (vgl. u. a. BREHM 1956). Die Gattungen *Leptodora*, *Polyphemus* und *Bythotrephes* fehlen in den Tropen. Entgegengesetzte Befunde (THOMASSON 1955, STINGELIN 1904) werden von BREHM (1956) mit Recht angezweifelt. Endlich tritt in der Neuen Welt die bereits erwähnte Cladocerenart *Holopedium amazonicum* auf, die allerdings vorzüglich Kleingewässer zu bewohnen scheint.

Die Gattung *Diaptomus* beschränkt sich in den warmen Tropenseen hauptsächlich auf die Uferregion, *Cyclops* dominiert im freien See (RUTTNER 1952). Dieses Verhalten wird wahrscheinlich mit dem Sauerstoffbedürfnis der erstgenannten Gattung zusammenhängen. Für die warm polymiktischen Seen wäre dementsprechend ein reichlicheres Auftreten von *Diaptomus* zu erwarten. Schließlich sind durch die Untersuchungen APSTEINS (1907) und RUTTNERS (1952) für die warmen Tropenseen auch mehrere planktisch lebende Ostrakoden bekannt geworden (vgl. auch KLIE 1933).

Während von den Cladoceren zahlreiche Arten zirkumtropisch vorkommen (u. a. *Diaphanosoma sarsi* [*D. excisum* fehlt dagegen in der Neuen Welt] *Daphnia carinata*[8], *Macrothrix chevreuxi*), sind die Cyclopsarten schon überwiegend auf die Neue bzw. Alte Welt aufgeteilt. So ist vor allem *Mesocyclops* mit zahlreichen Arten in Süd- und Mittelamerika entwickelt, während die weitaus größte Zahl von Thermocyclopsarten aus Afrika bekannt ist. Die Gattung *Afrocyclops* ist überhaupt auf Afrika und Südasien beschränkt (LINDBERG 1954). Unter den Diaptomusarten findet sich schließlich überhaupt keine zirkumtropische Art mehr.

Soweit es die Beobachtungsdaten über die Verbreitung der Entomostraken heute schon erkennen lassen, sind die Areale der einzelnen Arten innerhalb der Tropen (besonders der warmen Gebiete) kleiner als jene der Arten in den außertropischen, besonders kalt monomiktischen und auch ariden Gebieten. Zweifellos hängt dies u. a. mit der Intensität und Wirksamkeit der passiven Verbreitung zusammen, die besonders innerhalb des Aw-Gebietes gering sein wird, da dort vor allem dem Wind als Transporteur kaum mehr Bedeutung zukommt. Bevor darauf im Zusammenhang mit den Endemismen noch näher eingegangen wird, soll noch kurz auf die Rotatorienfauna der warmen Tropenseen hingewiesen werden, für die RUTTNER (1952) vor allem das Fehlen der Gattungen *Notholca*, *Triarthra*, *Gastropus*, *Anapus* und *Conochilus* sowie der

[8] *Daphnia carinata* kommt allerdings auch außerhalb des tropischen Gebietes vor.

Art *Keratella cochlearis* notiert, die allerdings von GESSNER im Lago Maracaibo 1955 festgestellt wurde, während *Brachionus* und *Pedalia*-Arten, wie bereits vermerkt, limnetisch vorkommen, ebenso die Arten *Anuraeopsis fissa* und *Noteus militaris*. Es wurde bereits oben erwähnt, daß die *Brachionus*- und *Pedalia*-Arten schon im warm monomiktischen Gebiet limnetisch auftreten, und zwar auf der nördlichen wie auch auf der südlichen Erdhälfte.

Die Binnenseen wurden von zahlreichen Autoren immer wieder mit Inseln verglichen, wobei auf die Abgeschlossenheit der beiden Lebensräume angespielt wurde. Dieser Vergleich ist nicht ganz glücklich, da vor allem das Alter der meisten Binnengewässer verschwindend gering ist, wenn es jenem der Inseln gegenübergestellt wird. Über 90% der Binnenseen sind erst seit dem Pleistozän vorhanden, eine kleine Anzahl nur ist im Verlauf des Tertiärs oder gar gegen Ende der Kreidezeit entstanden (so wird dem Baikalsee ein maximales Alter von 50—75 Millionen Jahren zugeschrieben). Es scheint außer Zweifel in diesen alten Seen eine endemische Fauna zu geben, die nicht nur ausbreitungsökologisch ungünstig gestellte Gruppen, wie die meisten Plathelminthen, Anneliden, Mollusken und unter den Crustaceen vor allem die Amphipoden, umfaßt, sondern auch als ausbreitungsökologisch vielfach begünstigt bekannte Gruppen einzuschließen scheint. So sind sämtliche 37 Harpacticidenarten aus dem Baikalsee nur von dort bekannt (vgl. BROOKS 1950), wobei es freilich noch offen bleibt, ob diese erstaunliche Anzahl endemischer Arten und das Fehlen nichtendemischer Arten nicht nur ein Beweis dafür ist, daß der Baikalsee eben das einzig gründlich untersuchte Gewässer des Gebietes darstellt. Immerhin mögen wir geneigt sein, in diesen alten Binnenseen Endemismen für wahrscheinlich zu halten, gleichviel ob es sich nun um ausbreitungsökologisch ungünstig gestellte Arten handelt, oder um solche, die etwa die Fähigkeit, passiv verschleppt zu werden, später verloren haben. Ebenso werden Endemismen dort wahrscheinlich sein, wo zwar die Art ausbreitungsökologisch günstig gestellt ist, jedoch mit den „Transporteuren" (Wind, Überschwemmungen, Vögel, Insekten usw.) nicht in Kontakt kommt, wie Höhlen- und Grundwassertiere oder ständige Bewohner des Profundals tiefer Seen. Dagegen ist die Beurteilung endemischen Charakters von offensichtlich ausbreitungsökologisch begünstigten Arten zweifellos außerordentlich schwierig, wurde aber immer wieder, allzuleicht durch die von vornherein diskontinuierliche Verbreitung des Zooplanktons verleitet, für zahlreiche Arten betont. So hätte noch bis vor kurzem *Diaptomus spinosus* DADAY als „Endemismus" der ungarischen Tiefebene zu gelten gehabt,

bis weitere Funde in Persien und Ostanatolien zeigten, daß diese Art bloß auf die gebietsweise beschränkten Natrongewässer angewiesen ist, also Stenökie vorliegt. Zahlreicher dagegen sind die Beispiele für scheinbare „Endemismen", die nur das Ergebnis einer mangelhaften Kenntnis der Verbreitung einzelner Arten sind. So war *Metadiaptomus gauthieri* nur von Madagaskar bekannt, bis GAUTHIER (1951) die Art in Senegal wieder fand, und ähnliche Beispiele ließen sich noch in großer Zahl anführen. Aus den bestbekannten Gebieten im vor allem dimiktischen Gebiet sind denn auch nur verschwindend wenig Arten bekannt, die unter den Süßwasserentomostraken des Binnenseeplanktons tatsächlich als Endemismen aufgefaßt werden können. *Daphnia cucullata procurva* (WAGLER 1923, WESENBERG-LUND 1939) eine bisher nur aus Polen (obere und mittlere Brahe) gemeldete Art, ferner *Bosmina gibbera* und *B. thersites* zählen hierzu. Ebenso scheinen gewisse Arten, wie *Diaptomus vulgaris*, unter den Boeckelliden vielleicht *B. gracilipes*, zur Bildung endemischer Rassen zu neigen, wobei freilich über Alter und ökologische Ansprüche dieser Rassen bisher fast nichts bekannt ist.

Somit sind wohl Anzeichen dafür vorhanden, daß innerhalb des Entomostrakenplanktons Endemismen auftreten können, doch ist der letzte Beweis doch nur nach Kenntnis der ausbreitungsökologischen Verhältnisse der einzelnen Arten zu erbringen. Sollte es sich zeigen, daß die passive Verbreitung innerhalb des immerfeuchten tropischen Urwaldgebietes wenig wirksam ist, so werden vielleicht später zahlreichere Beispiele für Endemismen von dort bestätigt werden können. Außerdem aber darf nicht vergessen werden, daß die klimatischen Areale, besonders auf der Südhalbkugel, für die Binnengewässer (Abb. 1) vielfach relativ klein sind und zahlreiche in diesen Arealen verbreitete Arten als Endemismen bzw. Relikte erscheinen lassen.

Zusammenfassung.

1. Die thermischen Typen des holomiktischen Sees werden nach den Arbeiten von HUTCHINSON und LÖFFLER (1956), HUTCHINSON (1957) und LÖFFLER (1957) kurz referiert und ihre Beziehung zu den Großklimaten der Erde dargestellt. Ferner wird kurz auf die klimatischen Verhältnisse dieser Typen (Temperatur — Sauerstoff) hingewiesen.

2. Die Frage, wie weit die Verbreitung von Süßwasserevertebraten mit den thermischen Typen in Zusammenhang steht, wird zunächst an Hand der Chironomiden behandelt, wobei die Ergeb-

nisse von THIENEMANN und BRUNDIN herangezogen werden. Da für die Arten dieser Gruppe vor allem der Sauerstoffgehalt zum entscheidenden Faktor wird, lassen sich Beziehungen zu den thermischen Typen nur undeutlich erkennen. Ebenso sind aber auch die Chironomiden als Trophie-Indikatoren nur innerhalb der dimiktischen Gewässer von Bedeutung, wo Ausmaß der Produktion und damit vielfach der O_2-Standard hauptsächlich durch Trophie bedingt sind.

3. Für das größtenteils ausbreitungsökologisch begünstigte Süßwasserzooplankton (Entomostraken), dessen Verbreitung bisher vielfach mit Hilfe paläogeographischer Faktoren erklärt wurde, lassen sich auf Grund der klimatischen Seetypen viele Verbreitungsbilder existenzökologisch deuten. Als Beispiel werden die Boeckelliden angeführt, deren Verteilung auf den Südkontinenten ökologisch aufgefaßt werden kann. Die Tierregionen haben, wenigstens für das passiv verschleppbare Zooplankton, keine Bedeutung, wogegen schon das geringe Alter der meisten Binnenseen spricht. Vor allem aber sind Landbrückentheorien für diese Süßwasserorganismen, besonders wo keinerlei fossile Belege vorhanden sind, ohne jeglichen Wert, worauf vor allem schon GAUTHIER hinweist.

4. Es wird versucht, für die einzelnen klimatischen Typen charakteristische Arten zu beschreiben, wobei zu betonen ist, daß vielfach der quantitative Aspekt vorzuziehen sein wird. Vor allem ist auch die Lebensweise, nämlich polytop, litoral oder (obligat) pelagisch mit den Klimatypen in Zusammenhang zu bringen. So werden vom Pol gegen den Äquator hin kalt stenotherme Arten des kalt monomiktischen Gebietes im dimiktischen, spätestens im warm monomiktischen Gebiet obligat pelagisch, polytherme Tümpel- (Litoral-) Bewohner des dimiktischen Gebietes sind in den warmen tropischen Seen häufig polytop, sie können hier auch pelagische Lebensweise führen.

5. Oligomiktischer und warm polymiktischer See konnten vorläufig hinsichtlich ihrer faunistischen Elemente kaum gegenübergestellt werden. Es ist aber zu erwarten, daß die häufig zirkulierenden und in ihrer Sauerstoffversorgung so besser gestellten warm polymiktischen Seen zumindest einer höheren Anzahl von pelagischen (vielleicht sogar, wie oben angedeutet, obligat pelagischen) Arten einen Lebensraum bieten.

6. Unter den ausbreitungsökologisch günstig gestellten Arten sind naturgemäß wenig Endemismen zu erwarten; solche werden vor allem dort auftreten, wo die passive Verbreitung weniger wirksam ist, wie wahrscheinlich innerhalb der immerfeuchten tropischen Urwaldgebiete.

Literaturverzeichnis.

APSTEIN, C., 1907: Das Plankton im Colombo-See auf Ceylon. — Zool. Jahrb. 25.
— 1910: Das Plankton des Gregory-Sees auf Ceylon. — Ebenda. 29.
AURICH, H., 1934: Mitt. der Wallacea-Expedition Woltereck. Mitt. XII: Bosminidae. — Zool. Anz. 108.
AUSTIN, T. S., 1942: The fossil species of Bosmina. — Amer. J. Sci. 240.
BALDI E., CAVALLI L., PIROCCHI L., 1945: Frammentamento di una popolazione spezifica (Mixodiaptomus laciniatus Lill.) in un grande lago in sottopopolazioni geneticamente differenziate. — Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 2.
BLACHE, J., 1951: Aperçu sur le Plancton des Eaux Douces du Cambodge. — „Cybium“ 6, publ. Ass. Amis Lab. Pêches Cononiales.
BREHM, V., 1926: Zoologische Ergebnisse der von Prof. Dr. F. Klute nach Nordpatagonien unternommenen Forschungsreise. — Arch. Hydrobiol. 16.
— 1927: Crustacea Entomostraca. — Handb. Zool. 3.
— 1928: Contributions to a knowledge of freshwaterfauna of New Zealand. — Trans. N. Z. Inst. 59.
— 1928: Mitt. über die Süßwasserfauna Neuseelands. — Zool. Anz. 79.
— 1930: Über südasiatische Diaptomiden. — Arch. Hydrobiol. 22.
— 1933: Die Cladoceren der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition. — Arch. Hydrobiol. Suppl. Bd. 11, Trop. Binnengewässer 3.
— 1935: Über die Süßwasserfauna von Uruguay. — Arch. Hydrobiol. 28.
— 1935: Gibt es in der chilen. Region Diaptomiden? — Zool. Anz. 112.
— 1936: Über die tiergeographischen Verhältnisse der circumantarktischen Süßwasserfauna. — Biol. Review 11.
— 1937: Eine neue Boeckella aus Chile. — Zool. Anz. 118.
— 1937: Die tiergeogr. Beziehungen der Diaptomiden des Wallacea Zwischengebietes. — Int. Rev. Hydrobiol. 34.
— 1948: Reflexiones sobre relaciones zoogeogr. de la fauna de agua dulce de la Peninsula Iberica. — Publ. Inst. Biol. Apl. IV.
— 1949: Einige Bemerkungen zur Systematik und Tiergeographie der Diaptomiden Nordamerikas. — Schweiz. Zeitschr. Hydrol. XI.
— 1950: Apostillas zoogeográficas a varios trabajos del Prof. H. Gauthier etc. — Publ. Inst. Biol. Apl. VII.
— 1951: Sobre la microfauna de las aguas dulces de diversos paises extraeuropeos. — Ebenda VIII.
— 1952: Cladozera aus Venezuela. — Ergebnisse der deutschen limnol. Venezuela-Exp. 1952. Bd. I. Deutscher Verl. d. Wissenschaften.
— 1953: Contributions to the freshwater microfauna of Tasmania. — Proc. Royal Soc. Tasmania.
— 1954: Les entomostraces des Kerguelen. — Mém. Inst. Sci. Madagascar. Ser. A, IX.
— 1956: Süßwasserfauna und Tiergeographie. — Österr. Zool. Zeitschr. VI, 1—2.
— 1956: Bemerkungen zu einigen neueren Cladocerenfunden aus Amerika. — Sitz. ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Abt. 1, 16.

BROOKS, J. L., 1950: Speciation in ancient lakes. — Quart. Rev. Biol. 25, 2.
— im Druck: A revision of the northamerican species of Daphnia.
BRUNDIN, L., 1949: Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgsseen. — Rep. Freshwater Res. Drottningholm 30.
— 1951: The relation of O_2-microstratification at the mud surface of the bottom fauna etc. — Ibid. 32.
— 1956: Die bodenfaunistischen Seetypen und ihre Anwendbarkeit auf die Südhalbkugel. — Rep. Freshwater Res. Drottningholm 37.
BURCKHARDT, G., 1900: Faunistische und systematische Studien über das Zooplankton der Seen der Schweiz und ihrer Grenzgebiete. — Rev. Suisse Zool. 7.
— 1913: Wissenschaftliche Ergebnisse einer Reise um die Erde von M. Pernod und C. Schröter. III. Zooplankton aus ost- und süd-asiatischen Binnengewässern. — Zool. Jahrb. Abt. Syst. 34, 4.
DEEVEY, E. S., 1942: Some geographic aspects of Limnology. — The Scientific Monthly LV.
— 1957: Limnologic studies in Middle America. — Trans. Conn. Acad. Arts & Sci. 39.
EKMAN, S., 1922: Djurvärldens utbredningshistoria på Skandinaviska halvön. — Stockholm.
— 1927: Methodik der Tiergeographie des Süßwassers. — Abderhaldens Handb. Biol. Arbeitsmethoden. Abt. IX., Teil 2/II.
— 1957: Die Gewässer des Abisko-Gebietes und ihre Bedingungen. — Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl. 6, 6.
ELSTER, H., 1955: Limnologische Untersuchungen im Hypolimnion verschiedener Seetypen. — I. U. B. S., B, 19.
FAIRBRIDGE, W. S., 1945: West Australian fresh water Calanoids, I, II. — J. Royal Soc. Western Austr. 29.
FEHLMANN, J. W., 1912: Die Tiefenfauna des Luganer Sees. — Int. Rev. Hydrobiol. Suppl. 1912.
FINDENEGG, I., 1955: Trophiezustand und Seetypen. — Schweiz. Zeitschr. Hydrologie 17.
FOREL, F. A., 1901: Handbuch der Seenkunde. Allgemeine Limnologie. — Stuttgart.
FRANK, P. W., 1952: A laboratory study of intraspecies and interspecies competition in Daphnia pulicaria (Forbes) and Simocephalus vetulus O. F. Müller. — Physiol. Zool. 25, 2.
GAUTHIER, H., 1928: Recherche sur la fauna des eaux continentales de l'Algerie et de la Tunisie. — Alger.
— 1951: Contribution à l'étude de la faune des eaux douces au Sénégal. — Alger, Imprim. Minerva.
GESSNER, F., 1955: Die limnologischen Verhältnisse in den Seen und Flüssen von Venezuela. — Verh. Int. Ver. Limnol. XII.
— 1957: Van Gölü. Zur Limnologie des großen Soda-Sees in Ostanatolien. — Arch. Hydrobiol. 53.
HARDING, J. P., 1955: Percy Sladen Trust Expedition, Rep. XV, XIX. Copepoda, Cladocera. — Transact. Linn. Soc. London I, 3.

HARNISCH, O., 1951: Hydrophysiologie der Tiere. — Binnengewässer 19.
HEMSEN, J., 1952: Cladoceren und Copepoden d. Kleingewässer u. d. Kaspisees. — Sitz. ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Abt. I, 161.
HUTCHINSON, G. E., 1937: Limnological studies in Indian Tibet. — Int. Rev. Hydrobiol. 35.
— 1957: A Treatise on Limnology. — New York.
— LÖFFLER, H., 1956: The thermal classification of lakes. — Proc. nat. Acad. Sci., Wash., 42.
IVERSEN, J., 1952: Origin of the flora of Western Greenland in the Light of Pollen Analysis. — Oikos 4, 2.
JÄRNEFELT, H., 1952: Plankton als Indikator der Troph. der Seen. — Ann. Acad. Fenn. A, IV, 18.
JHERING, H. v., 1908: Die Entstehungsgeschichte der Fauna der neotropischen Region. — Verh. zool. bot. Ges. Wien 58.
KIEFER, F., 1929: Crustacea Copepoda. — Tierreich 53.
— 1937 Eine kleine Copepodenausbeute aus der östlichen Mongolei. — Zool. Anz. 119.
— 1952: Freilebende Ruderfußkrebse aus türkischen Binnengewässern. — Istanbul Univers. Fen Fak. Hidrobiologi, Seri B, 1, 2.
— 1957: Freilebende Ruderfußkrebse des Titicacasees. — Veröff. Zool. Staatssamml. München 4.
KLIE, W., 1933: Die Ostracoden der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition. — Arch. Hydrobiol. Suppl. 11.
KÜHNELT, W., 1943: Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. — Biologia Generalis 17.
LANG, K., 1948: Monographie der Harpacticiden I, II. — Lund.
LINDBERG, K., 1954: Cyclopides de l'Amerique du Sud. — Arkiv för Zoologi, Ser. 2, 7, 11.
LÖFFLER, H., 1953: Beitrag zur Planktonkunde des Faxälv. — Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 34.
— 1955: Die Boeckelliden Perus. — Sitz. ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Abt. I, 164.
— 1957: Die klimatischen Typen des holomiktischen Sees. — Mitt. Geogr. Ges. 99, I.
— Im Druck: Limnologische Untersuchungen an Andinen Binnengewässern.
LOHAMMAR, G., 1938: Wasserchemie und höhere Vegetation schwedischer Seen. — Symb. Bot. Ups. III.
— 1954: Matsmältningens inverkan på Potamogetonfröns groning. — Fauna och Flora 1—2.
LUNDBECK, J., 1926: Die Bodentierwelt norddeutscher Seen. — Arch. Hydrobiol. Suppl. 7.
Arch. Untersuchungen über die Bodenbesiedlung der Alpenrandseen. —
— 1936: Hydrobiol. 10.
MARGALEF, R., 1955: Los organismos indicatores en la limnologia. — Minist. d'Agricultura, Madrid.
MARTIN, N. V., 1955: Limnological and biological observations in the region of the Ungava or Chubb Crater, Province of Quebec. — J. Fisheries Res. Board Canada 12, 4.

Naumann, E., 1918: Über die natürliche Nahrung des limnischen Zooplanktons. — Lund Univ. Årsskrift, Avd. 2, 14.
— 1919: Einige Gesichtspunkte zur Ökologie des Limnoplanktons. — Svensk Bot. Tidskrift 13.
— 1932: Grundzüge der regionalen Limnologie. — Binnengewässer 11.
Nicholls, A. G., 1933: The composition and biogeographical relations of the fauna of Western Australia. — Rep. Austr. Assoc. Adv. Sci. 21.
Pennak, R., 1944: Diurnal movements of zooplancton organisms in some Colorado Lakes. — Ecology 25.
Pesta, O., 1929: Der Hochgebirgssee der Alpen. — Die Binnengewässer 8.
— 1953: Zur Kenntnis der Verbreitung und der Ökologie von Heterocope saliens (Lilljeborg) in den Ostalpen. — Arch. Hydrobiol. 48.
Rawson, D. S., 1956: Algal Indicators of Trophic lake Types. — Limnology and Oceanography 1,1.
Reisinger, E., Steinböck, O., 1927: Forelöbig Medd. om vor zool. Rejse i Grönland 1926.— Medd. om Grönland 74.
Ruttner, F., 1926: Bemerkungen über den Sauerstoffgehalt der Gewässer usw. — Naturwiss. 14.
— 1952: Planktonstudien der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition. — Arch. Hydrobiol. Suppl. XXI.
Rylov, V. M., 1933: Résultats scientifiques de l'Expédition hydrofaunistique du Musée zool. dans la Sibérie en 1927. Les Eucopépodes d'eau douce de la région de l'oussouri. — Trav. Inst. Zool. Ac. Sci. USSR. 1.
Sars, G. O., 1903: On the Crustacean Fauna of Central Asia. Part III. Copepoda and Ostracoda. — Ann. Mus. Zool. Acad. Imp. Sci. St. Pétersburg 8.
Steinböck, O., 1932: Zur Turbellarienfauna der Südalpen, zugleich ein Beitrag zur geographischen Verbreitung der Süßwasserturbellarien. — Zoogeographica 1.
— 1949: Zur Turbellarienfauna des Lago Maggiore und des Lago di Como. — Mem. Inst. Ital. Idrobiol. V.
Stephanides, T., 1948: A survey of the freshwaterfauna of Corfu and of certain other regions of Greece. — Praktika Hell. Hydrobiol. Inst. II.
Stingelin, T., 1904: Über Entomostraken aus dem Mündungsgebiet des Amazonas. — Zool. Anz. 28.
— 1904: Entomostraken gesammelt von Dr. Hagmann im Mündungsgebiet des Amazonas. — Zool. Jahrb. Syst. 20.
— 1909: Mitteilungen über einige Cladoceren aus Südamerika. — Zool. Anz. 24.
— 1914: Cladoceren aus den Gebirgen von Kolumbien. — Mém. Soc. Sci. Nat. Neuchâtel V.
Strøm, K. M., 1934: Flakevattn. — Norsk. Vid. Akad. Oslo. Math. nat. Kl. 5.
Thienemann, A., 1914: Der Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffgehalt des Tiefenwassers und der Zusammensetzung der Tiefenfauna unserer Seen. — Int. Rev. Hydrobiol. 6.
— 1920: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Sauerstoffgehalt des Wassers und der Zusammensetzung der Fauna in norddeutschen Seen. — Arch. Hydrobiol. 12.

THIENEMANN, A, 1925: Die Binnengewässer Mitteleuropas. — Binnengewässer 1.
— 1928: Der Sauerstoff im eutrophen und oligotrophen See. Ein Beitrag zur Seetypenlehre. — Binnengewässer 4.
— 1931: Tropische Seen und Seetypenlehre. — Arch. Hydrobiol. Suppl. 9, Tropische Binnengewässer 2.
— 1950: Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Mitteleuropas. — Die Binnengewässer 18.
— 1954: Chironomus. — Die Binnengewässer 20.
THOMASSON, K., 1955: Studies on South American Fresh-Water Plancton. — Acta Horti Gotoburg. XIX, 6.
THUNMARK, S., 1945: Zur Soziologie des Süßwasserplanktons.— Fol. Limn. Scand. 3
TOLLINGER, A., 1911: Die geographische Verbreitung der Diaptomiden. — Zool. Jahrb. Syst. XXX.
TROLL, C., 1932: Die Landschaftsgürtel der tropischen Anden. — Verh. 24. dt. Geographentages Danzig 1931.
— 1941: Studien zur vergl. Geographie der Hochgebirge der Erde.
— 1943: Thermische Klimatypen der Erde. — Pet. Mitt. 89.
— 1951: Tatsachen und Gedanken zur Klimatypenlehre. — Festschr. J. Sölch, Wien.
TROLLE, A., 1913: Hydrographical observations from the Danmark expedition. — Medd. Grönland 41.
WAGLER, E., 1923: Über die Systematik, die geogr. Verbreitung und die Abhängigkeit der Daphnia cucullata Sars von physikal. u. chem. Einflüssen des Milieus.— Int. Rev. Hydrobiol. 11.
— 1937: Crustacea. Tierwelt Mitteleuropas. — Leipzig.
WESENBERG LUND, C., 1939: Biologie der Süßwassertiere.
WILSON, M. S., 1951: Wash. Ac. Sci. 41, 5.
WITTMANN, O., 1933/35: Die biogeographischen Beziehungen der Südkontinente. — Zoogeographica 2.
WRIGHT, St., 1927: A revision of the South American species of Diaptomus.— Trans. Amer. Micr. Soc. XLVI, 2.
YOSHIMURA, S., 1936: A contribution to the knowledge of deep water temp. of Japanese lakes. I, II. — Jap. Journ. Astronomy and Geophysics, XIII, XIV.
ZAVŘEL, J., 1931: Bemerkungen zur Chironomidenfauna einiger balkanischer Seen. — Verh. Int. Ver. Limnol. 5.